

Breve historia evolutiva del género *Capsicum*

Carolina Carrizo García

Numerosas especies cultivadas, como maíz, papa, girasol, maní, tomate, chiles, cacao y diversas cucurbitáceas, son originarias del continente americano, donde también residen sus parientes silvestres más cercanos. De hecho, Vavilov (1926), en sus pioneras contribuciones sobre el origen de las especies cultivadas, reconoce a América Central y México, por un lado, y a regiones de los Andes, Chile, Brasil y Paraguay, por otro, como ‘centros de origen’ de diversos cultivares, donde se concentra la diversidad de especies genéticamente afines a ellos. Con el paso del tiempo se fueron refinando los conceptos relacionados a los centros de origen y diversificación de las especies, pero no ha cambiado la percepción sobre la importancia del continente americano en relación a las especies cultivadas nativas y sus parientes silvestres.

Los parientes silvestres de las plantas cultivadas se consideran un valioso capital científico y local ya que constituyen una importante reserva de variabilidad genética que puede ser utilizada en el mejoramiento de los cultivares, redundando en mejoras en la calidad y productividad de los mismos. Además, estas especies son importantes a escala regional, tanto porque suelen ser utilizadas por las comunidades locales, como porque participan en el mantenimiento del equilibrio del ecosistema al que pertenecen. Particularmente en los últimos años se ha registrado un creciente interés por conocer y preservar esos recursos genéticos silvestres.

Con el nombre de ‘chiles’ se identifica a varias especies cultivadas que pertenecen al género *Capsicum* (Solanaceae). *Capsicum* es originario del continente americano y los chiles eran ya utilizados por diversos pueblos nativos en épocas precolombinas (Heiser y Smith, 1953). Los chiles se dispersaron fuera del continente luego de la llegada de los conquistadores europeos y en la actualidad son cultivados y consumidos en todo el mundo. La especie que presenta la mayor diversidad morfológica es *C. annuum*, particularmente los chiles domesticados, con un amplio espectro de formas y colores de frutos así como en el nivel de pungencia de los mismos. Otras tres especies, también cultivadas y con representantes silvestres, son *C. chinense*, *C. frutescens* y *C. baccatum*. Por su parte, *C. pubescens* solo se conoce en forma cultivada. La biodiversidad de los chiles se extiende más allá de estas cinco especies, ya que actualmente se reconocen al menos otras 30 silvestres, distribuidas desde Estados Unidos de América, pasando por México hasta Brasil, Paraguay y el centro de Argentina (Carrizo García *et al.*, 2016; Eshbaugh, 1993; Hunziker, 2001). La mayoría de ellas producen frutos con distintos grados de pungencia, siendo solo algunas de frutos ‘dulces’. No obstante, salvo unas pocas excepciones (p.e. ulupicas -*C. cardenasii* y *C. eximium*- en Bolivia y el noroeste de Argentina), en general las especies silvestres no son consumidas por el hombre, aunque ésto difiere en México (Aguilar, 2016). Estas especies conforman la valiosa colección de recursos genéticos silvestres de *Capsicum*, de las que se desconoce mucho más de lo que se sabe.

A pesar de la gran relevancia del género *Capsicum*, su biodiversidad no ha sido estudiada aún en forma exhaustiva, encontrándose principalmente algunos análisis parciales referidos a las relaciones entre algunas especies o a la diversidad y afinidades de especies individuales (p.e. Barboza y Bianchetti, 2005; Barboza *et al.*, 2011; Eshbaugh, 1979; Heiser y Smith, 1953; Hernández-Verdugo *et al.*, 1999; Hunziker, 1950, 2001; Jarret y Dang, 2004; Tong y Bosland, 1999; Walsh y Hoot, 2001; Yumi Baba *et al.*, 2016). A su vez, los estudios de diversidad genética suelen estar enfocados en el germoplasma disponible en áreas muy limitadas (p.e. Aguilar *et al.*, 2009; Castañón-Najera *et al.*, 2008; Sanatombi *et al.*, 2010; Toquica *et al.*, 2003; Thul *et al.*, 2012), incluyendo solo a formas cultivadas. Solo recientemente se presentó un análisis completo de la diversidad de todo el género desde un punto de vista evolutivo (Carrizo García *et al.*, 2016), que además de proporcionar un esquema generalizado de las relaciones entre las especies y su posible diversificación en el

continente americano, revela la necesidad de concretar el tratamiento taxonómico del género *Capsicum*. El conocimiento de la diversidad de especies de *Capsicum* y sus afinidades representa información básica y relevante con referencia a la mejora genética y a la conservación de los recursos genéticos, tanto cultivados como silvestres. Las afinidades entre las especies reflejan el grado de parentesco genético entre ellas y en consecuencia también la probabilidad de cruzamiento entre las mismas. Este último aspecto es clave en los programas de mejora vegetal, ya que mediante cruzamientos controlados es posible introducir nuevos genes en los cultivares.

En los siguientes párrafos se intentará hacer una breve reseña de las especies de *Capsicum*, sus relaciones y diversificación, en el marco del más reciente estudio evolutivo del género.

Diversidad de especies y su agrupamiento

La historia evolutiva de las especies, que refleja sus relaciones de parentesco, suele ser representada en la forma de un esquema ramificado llamado cladograma (del griego *clados* = rama), familiarmente referido como ‘árbol filogenético’. En estos árboles se reconocen ‘clados’ como grupos que incluyen un ancestro común (hipotético) y todos sus descendientes, que representan entonces ‘grupos monofiléticos’ (i.e. todos sus integrantes descienden del mismo **ancestro común más cercano**). A su vez, los clados están anidados uno en otro a lo largo de un árbol, ya que cada rama puede dividirse en otras ramas.

En los resultados presentados recientemente sobre las relaciones evolutivas en *Capsicum*, las 35 especies reconocidas en el género resultaron segregadas según sus afinidades filogenéticas en 11 clados (tabla 1). En general existe congruencia entre estos clados y la distribución geográfica de las especies que los conforman, es decir que es posible observar grupos de especies más afines entre sí que se encuentran en áreas cercanas y/o superpuestas. Por este motivo, varios clados fueron denominados en correspondencia.

Analizando en detalle el árbol filogenético que representa las relaciones entre las especies de *Capsicum* (se presenta aquí una versión ligeramente simplificada respecto a los resultados de Carrizo García *et al.*, 2016), desde la base del género divergen sucesivamente varios clados, a saber: Andino, Caatinga, Flexuosum y Boliviano (fig. 1). Se observa luego una dicotomía que da lugar a dos grandes grupos (fig. 1): uno que comprende a los clados Longidentatum y de la Mata Atlántica, y el otro que incluye cinco clados, Púrpura, Pubescens, Tovarii, Baccatum y Annum, en los que se encuentran agrupadas las cinco especies cultivadas y sus parientes silvestres más cercanos (ver más adelante).

El clado Andino es el más basal de *Capsicum* (fig. 1) e incluye a especies nativas de los Andes del oeste-noroeste de Sudamérica y de América Central. Las especies que integran este clado se caracterizan por presentar flores generalmente de corola amarilla (fig. 2 A) a ocre (excepto en *C. lanceolatum*), por la presencia de frutos no pungentes de color anaranjado, rojo o borravino (fig. 2 B), por sus semillas de color marrón negruzco y por el número cromosómico básico $x = 13$.

El pequeño clado Caatinga está formado sólo por dos especies (tabla 1, fig. 1) propias de la Caatinga, una ecorregión exclusiva del noreste de Brasil. Estas especies presentan vistosas flores con pigmentación purpúrea-violácea y manchas verdes, amarillas y blancas, reunidas en inflorescencias en número variable. Sus frutos son picantes, rojos en *C. caatingae*, amarillo-dorado en *C. parvifolium*. El número cromosómico básico de las dos especies es $x = 12$, siendo éste el número que predomina en la mayoría de los clados del género. Existe una tercera especie nativa de la Caatinga, *C. longidentatum*, pero no parece estar cercanamente relacionada al par del Clado Caatinga, ubicándose en forma aislada como único integrante del Clado Longidentatum (fig. 1). No obstante, las afinidades de *C. longidentatum* deben continuar estudiándose porque su posición en la reconstrucción filogenética del género está débilmente resuelta (Carrizo García *et al.*, 2016). Esta especie comparte el número cromosómico básico $x = 12$ con las otras dos especies de la ecorregión,

pero se destaca por sus frutos verdoso-amarillentos no picantes.

La posición precisa de los clados Boliviano, Flexuosum y de la Mata Atlántica también es débil, de modo tal que resulta ligeramente diferente según el método de análisis aplicado (Carrizo García *et al.*, 2016). Sin embargo, cada clado se encuentra integrado siempre por las mismas especies. El clado Boliviano está formado por cuatro especies centradas en Bolivia (tabla 1, fig. 1). Un rasgo compartido por esas especies es la coloración amarilla-ocre de sus corolas (fig. 2 C) y la presencia de frutos picantes, al menos hasta donde se ha podido registrar (G. Barboza, com. pers. diciembre 2012). El clado Flexuosum incluye una única especie, *C. flexuosum* (fig. 2 D), que muestra un cierto grado de variabilidad morfológica a lo largo de su rango de distribución geográfica (suroeste de Brasil, centro y sureste de Paraguay, noreste de Argentina). De hecho, esta especie es muy interesante ya que presenta similitudes morfológicas con las especies de la Mata Atlántica (referidas a la corola y a las semillas específicamente), por sus particularidades reproductivas (Carrizo García, 2011), así como por algunos caracteres citogenéticos singulares, a pesar de tener $x = 12$ como otras tantas especies del género (Moscone *et al.*, 2007). Los clados Boliviano y Flexuosum aparecen como grupos hermanos (fig. 1), es decir con afinidades más estrechas entre ellos que con respecto a los demás clados del género (aunque es una afinidad débil, Carrizo García *et al.*, 2016), a pesar de que sus especies presentan marcadas diferencias morfológicas y a que se encuentran en áreas geográficas disjuntas.

El clado de la Mata Atlántica incluye al menos nueve especies (tabla 1) nativas de la Mata Atlántica del sureste de Brasil (Carrizo García *et al.*, 2013, 2016). Las relaciones resueltas entre estas especies son débiles en algunos casos, por lo que se requerirían resultados más contundentes en futuros estudios para entender con precisión sus afinidades. Las especies de este clado son arbustos que presentan en su mayoría flores de corola blanca de forma estrellada, con variados patrones de manchas de diferentes colores (fig. 2 E), excepto en *C. friburgense*, frutos de color verdoso-dorado (fig. 2 F) con un bajo grado de pungencia, semillas marrones negruzcas y el número cromosómico básico $x = 13$ (Moscone *et al.*, 2007; Pozzobon *et al.*, 2006).

Tradicionalmente se han distinguido dos grupos que aglomeran a las especies de frutos cultivados y a aquéllas más cercanamente relacionadas a las mismas. Esos grupos han sido identificados de acuerdo al color de la corola, encontrándose el grupo de las especies de corolas blancas (fig. 2 G) y el de las corolas púrpuras (fig. 2 H, I) (Eshbaugh, 1982, 1993; Eshbaugh *et al.*, 1983; Ince *et al.*, 2010; Jensen *et al.*, 1979; McLeod *et al.*, 1982, 1983). En total se resuelven en cinco clados en la reconstrucción filogenética de *Capsicum*, i.e. los clados Púrpura, Pubescens, Tovarii, Baccatum y Annum (tabla 1, fig. 1).

Las especies que han sido identificadas como de ‘corola púrpura’ se encuentran segregadas en tres clados que nacen sucesivamente a lo largo del árbol filogenético (Púrpura, Pubescens y Tovarii; fig. 1), por lo que se deduce que el previo agrupamiento de las especies de corola púrpura resulta artificial (i.e. no forman un grupo monofilético sino polifilético). De hecho, *C. tovarii* fue eventualmente excluida del grupo de corola púrpura sobre la base de evidencia de cruzamientos interespecíficos (Onus y Pickersgill, 2004; Tong y Bosland, 1999). Se destaca que *C. pubescens* y *C. tovarii* forman clados monotípicos, lo que significa que no es posible definir con cual/es especie/s presentan afinidades más cercanas. Este hecho es particularmente interesante en el caso de *C. pubescens*, especie que es cultivada en diferentes regiones de América, teniendo en mente potenciales intenciones de mejoramiento. Al respecto, de acuerdo a resultados de diferentes estudios (p.e. Choong, 1998; Onus y Pickersgill, 2004), las especies del clado Púrpura (*C. eximium*, *C. eshbaughii* y *C. cardenasii* –fig. 2 I-) podrían ser parte del pool génico secundario o incluso primario de *C. pubescens*, con la que pueden cruzarse exitosamente, y por lo tanto valiosos recursos genéticos para el mejoramiento de esta última.

En cuanto a las especies de corola blanca, comúnmente han sido divididas en dos grupos (Ince *et al.*, 2010; Jensen *et al.*, 1979; McLeod *et al.*, 1982, 1983) que en general coinciden con los clados

identificados aquí como *Baccatum* y *Annuum*.

Las afinidades de todas las especies cultivadas con las especies silvestres más cercanas han sido repetidamente analizadas y discutidas. Así, las relaciones interespecíficas resueltas pueden variar de acuerdo a las especies estudiadas y a la evidencia utilizada en cada caso. Por ejemplo, diferentes autores sugirieron que las afinidades más cercanas de *C. tovarii* resultan con especies de corola blanca o bien con algunas de corola púrpura (Ibiza *et al.*, 2012; Ince *et al.*, 2010; Jensen *et al.*, 1979; McLeod *et al.*, 1979; Moscone *et al.*, 2007; Tong y Bosland, 1999). De forma similar, *C. chacoense* ha sido relacionado con *C. baccatum* (Choong, 1998; Ibiza *et al.*, 2012; Ince *et al.*, 2010; McLeod *et al.*, 1983; Pickersgill, 1991; Walsh y Hoot, 2001), *C. eximium* (Guzmán *et al.*, 2009), *C. pubescens* (Ince *et al.*, 2010) y con especies del complejo *C. annuum* (Ince *et al.*, 2010; Tam *et al.*, 2009). Los resultados del análisis filogenético de *Capsicum* en su conjunto proveen fuerte evidencia que apoya el reconocimiento de varios clados en los que se agrupan las especies cultivadas y aquéllas consideradas sus más afines. Sin embargo, sería necesario obtener resultados más contundentes referidos a las afinidades entre las especies dentro de los clados *Annuum* y *Baccatum*, así como para resolver con mayor confianza la posición de *C. tovarii*. Esta tarea requeriría incluir en los estudios a los casi 100 tipos o cultivares diferentes de chiles cultivados de la especie más diversa, *C. annuum* var. *annuum* (Aguilar-Meléndez, com. pers. abril 2017), así como analizar a los putativos parientes silvestres de las especies *C. frutescens* y *C. chinense*, que han sido ignorados por la ciencia hasta ahora. Vale la pena destacar que todas las especies cultivadas y sus especies más afines presentan el número cromosómico básico $x = 12$, un rasgo común que facilitaría el cruzamiento entre ellas.

En resumen, las especies de la rama más basal de *Capsicum*, incluidas en el clado Andino, muestran un conjunto de rasgos morfológicos, cariológicos y químicos particulares en el conjunto del género, en tanto que en las ramas más derivadas se ubican la especies cultivadas, separadas al menos en tres linajes diferentes (clados *Annuum*, *Baccatum* y *Pubescens*). La pungencia de los frutos, la característica más distintiva de *Capsicum*, habría aparecido en el género luego de la divergencia del clado Andino y es un carácter predominante entre los restantes clados.

Diversificación geográfica de las especies

El rango de distribución geográfica de las especies actuales puede ser utilizado para generar hipótesis de áreas de diversificación en un contexto evolutivo. Existen diversos métodos para realizar estos análisis de índole biogeográfica, los que han sido gradualmente incorporados en los estudios filogenéticos de numerosos grupos de plantas. Para el caso de *Capsicum*, se realizó un análisis para reconstruir las áreas ancestrales de distribución utilizando como marco de referencia los árboles filogenéticos obtenidos para el género (Carrizo García *et al.*, 2016). Este análisis arrojó interesantes resultados y en particular contrasta con ideas previas sobre el origen del género, que había sido hipotetizado en Bolivia (McLeod *et al.*, 1982; Moscone *et al.*, 2007) o en una franja continua desde el sureste de Brasil hasta los Andes (Bianchetti, 1996; Pozzobon *et al.*, 2006). Así, el área ancestral más probable para el género *Capsicum* resultó un amplio territorio que incluye a Perú, Ecuador y Colombia, siendo Perú el que presenta el mayor porcentaje de probabilidad. Partiendo de este centro de origen, los clados identificados que se ramifican sucesivamente a lo largo del árbol filogenético de *Capsicum* seguirían una secuencia de diversificación y expansión geográfica en sentido horario alrededor de Sud América, excluyendo una rama basal que se diversificaría hacia Centro América desde Ecuador y Colombia (fig. 3). De tal manera, la diversificación de la mayor parte del género habría ocurrido siguiendo un ‘recorrido’ a través del norte, centro-este y sureste de Brasil, Paraguay y norte de Argentina, Bolivia, llegando de nuevo a Perú, en tanto que desde Bolivia y Perú se habrían originado líneas de diversificación posteriores hacia el este (hacia el sureste de Brasil, centro y noreste de Argentina) y hacia el norte por los Andes, hasta llegar a América Central nuevamente (fig. 3). En este esquema se reconocen varios

centros de origen importantes: Perú, Ecuador y Colombia (de todo el género y de los clados Andino y Tovarii), las ecorregiones de la Caatinga y de la Mata Atlántica de Brasil (clados Longidentatum, Caatinga, de la Mata Atlántica y Flexuosum) y Bolivia (clados Boliviano, Púrpura y Pubescens). Además, Bolivia sería un importante centro de origen y eventual diversificación en relación a las especies cultivadas, siendo también un nexo con el origen del clado Annuum más al norte (particularmente México). Perú también ha sido recuperado como el territorio donde se habrían encontrado los ancestros hipotéticos que conectan en ramificaciones más internas a los clados Pubescens, Tovarii, Baccatum y Annuum. Los clados Baccatum y Annuum presentan los patrones de origen geográfico más complejos, hecho que se relaciona con las vastas áreas donde sus especies se encuentran y/o cultivan.

Comentarios finales

El esquema más completo de las relaciones interspecíficas de *Capsicum* ha sido recientemente presentado (Carrizo García *et al.*, 2016) y sintetizado aquí. A pesar de algunos casos que aún deben ser resueltos, aunque paulatinamente se avanza al respecto (p.e. estatus de *C. lycianthoides*, *C. geminifolium* y *C. scolnikianum*; Barboza y Carrizo García, 2017), este esquema ayuda a comprender mejor la evolución, origen y expansión geográfica de *Capsicum*. Si bien actualmente se pueden reconocer al menos 35 especies, tanto silvestres como cultivadas, existen numerosas accesiones aún en estudio para definir su identidad (p.e. fig. 2 F) (obs. pers.; G. Barboza, com. pers. marzo 2016; Carrizo García *et al.*, 2013, 2016), lo que lleva a suponer que la riqueza de *Capsicum* puede ser aún mayor. Resulta imprescindible que se lleven adelante nuevas y extensas campañas de recolección en el campo para lograr conocer y comprender mejor la bio y agrobiodiversidad, así como la biología de las especies de *Capsicum*. Este conocimiento básico es esencial para poder conservar y eventualmente utilizar los recursos genéticos existentes.

Bibliografía

- Aguilar-Meléndez A. 2006. Ethnobotanical and molecular data reveal the complexity of the domestication of chiles (*Capsicum annuum* L.) in Mexico. Riverside: University of California.
- Aguilar-Meléndez A., P.L. Morrell, M.L. Roose y S.-C. Kim. 2009. Genetic diversity and structure in semiwild and domesticated chiles (*Capsicum annuum*; Solanaceae) from Mexico. *American Journal of Botany* 96: 1190-1202.
- Barboza G.E., M.F. Agra, M.V. Romero, M.A. Scaldaferrro y E.A. Moscone. 2011. New endemic species of *Capsicum* (Solanaceae) from the Brazilian Caatinga: comparison with the re-circumscribed *C. parvifolium*. *Systematic Botany* 36: 786-781.
- Barboza G.E. y L.B. Bianchetti. 2005. Three new species of *Capsicum* (Solanaceae) and a key to the wild species from Brazil. *Systematic Botany* 30: 863-871.
- Barboza G.E. y C. Carrizo García. 2017. Revisión de *Capsicum* clado Andino (Solanaceae). XXXVI Jornadas Argentinas de Botánica, Mendoza (Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 52 (supl.): 269-270.
- Carrizo García C., M.H.J. Barfuss, E.M. Sehr, G.E. Barboza, R. Samuel, E.A. Moscone y F. Ehrendorfer. 2016. Phylogenetic relationships, diversification and expansion of chili peppers (*Capsicum*, Solanaceae). *Annals of Botany* 118: 35-51.
- Carrizo García C., M. Sterpetti, P. Volpi, M. Ummarino y F. Saccardo. 2013. Wild Capsicums: Identification and in situ analysis of Brazilian species. En: Lanteri S. y G.L. Rotino, eds. Breakthroughs in the genetics and breeding of *Capsicum* and Eggplant. Torino: Eucarpia, 205-213.
- Carrizo García C. 2011. Fruit characteristics, seed production and pollen tube growth in the wild chilli pepper *Capsicum flexuosum*. *Flora* 206: 334-340.
- Castañón-Nájera G., L. Latournerie-Moreno, M. Mendoza-Elos, A. Vargas-López y H. Cárdenas-

- Morales. 2008. Colección y caracterización de Chile (*Capsicum* spp.) en Tabasco, México. *Phyton* 77: 189-202.
- Choong C.Y. 1998. DNA polymorphisms in the study of relationships and evolution in *Capsicum*. Reading: University of Reading.
- Eshbaugh W.H., P.G. Smith y D.L. Nickrent. 1983. *Capsicum tovarii* (Solanaceae), a new species of pepper from Peru. *Brittonia* 35: 55-60.
- Eshbaugh W.H. 1979. A biosystematic and evolutionary study of the *Capsicum pubescens* complex. *National Geographic Society Research Reports* 1970: 143-162.
- Eshbaugh W.H. 1982. Variation and evolution in *Capsicum eximium* Hunz. *Baileya* 21: 193-198.
- Eshbaugh W.H. 1993. Peppers: history and exploitation of a serendipitous new crop discovery. En: Janick J. y J.E. Simon, eds. *New crops*. New York: Wiley, 132-139.
- Guzmán F.A., E. Dean y L. Bohs. 2009. Hot or not so hot: Phylogenetic relationships in *Capsicum* & *Lycianthes* (Solanaceae). Snowbird: Botany & Mycology 2009 Meeting.
- Heiser C.B. y P.G. Smith. 1953. The cultivated *Capsicum* peppers. *Economic Botany* 7: 214-227.
- Hernández-Verdugo S., P. Dávila Aranda y K. Oyama. 1999. Síntesis del conocimiento taxonómico, origen y domesticación del género *Capsicum*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 64: 65-84.
- Hunziker A.T. 1950. Estudios sobre Solanaceae I. Sinopsis de las especies silvestres de *Capsicum* de Argentina y Paraguay. *Darwiniana* 9: 225-247.
- Hunziker A.T. 2001. Genera Solanacearum. The genera of Solanaceae illustrated, arranged according to a new system. Ruggell: Gantner.
- Ibiza V.P., J. Blanca, J. Cañizares y F. Nuez. 2012. Taxonomy and genetic diversity of domesticated *Capsicum* species in the Andean region. *Genetic Resources and Crop Evolution* 59: 1077-1088.
- Ince A.G., M. Karaca y A.N. Onus. 2010. Genetic relationships within and between *Capsicum* species. *Biochemical Genetics* 48: 83-95.
- Jarret R.L. y P. Dang. 2004. Revisiting the waxy locus and the *Capsicum annuum* complex. *Georgia Journal of Science* 62: 117-133.
- Jensen R.J., M.J. McLeod, W.H. Eshbaugh y S.I. Guttman. 1979. Numerical taxonomic analyses of allozymic variation in *Capsicum* (Solanaceae). *Taxon* 28: 315-327.
- McLeod M.J., W.H. Eshbaugh y S.I. Guttman. 1979. A preliminary biochemical systematic study of the genus *Capsicum* - Solanaceae. En: Hawkes J.G., R.N. Lester y A.D. Skelding, eds. *The biology and taxonomy of the Solanaceae*. London: Academic Press, 701-714.
- McLeod M.J., S.I. Guttman, W.H. Eshbaugh y R.E. Rayle. 1983. An electrophoretic study of evolution in *Capsicum*. *Evolution* 37: 562-574.
- McLeod MJ, Guttman SI, Eshbaugh WH. 1982. Early evolution of Chili Peppers (*Capsicum*). *Economic Botany* 36: 361-368.
- Moscone E.A., M.A. Scadaferrro, M. Grabiele, N.M. Cecchini, Y. Sánchez García, R. Jarret, J.R. Daviña, D.A. Ducasse, G.E. Barboza y F. Ehrendorfer. 2007. The evolution of chili peppers (*Capsicum* - Solanaceae): a cytogenetic perspective. *Acta Horticulturae* 745: 137-169.
- Onus AN, Pickersgill B. 2004. Unilateral incompatibility in *Capsicum* (Solanaceae): Occurrence and taxonomic distribution. *Annals of Botany* 94: 289-295.
- Pickersgill B. 1991. Cytogenetics and evolution of *Capsicum* L. En: Tsuchiya T. y P.K. Gupta, eds. *Chromosome Engineering in Plants: Genetics, Breeding, Evolution*, part B. Amsterdam: Elsevier, 139-160.
- Pozzobon M.T., M.T. Schifino-Wittmann y L.B. Bianchetti. 2006. Chromosome numbers in wild and semidomesticated Brazilian *Capsicum* L. (Solanaceae) species: do $x=12$ and $x=13$ represent two evolutionary lines? *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 259-269.
- Sanatombi K., S. Sen-Mandi y G.J. Sharma. 2010. DNA profiling of *Capsicum* landraces of Manipur. *Scientia Horticulturae* 124: 405-408.
- Tam S.M., V. Lefebvre, A. Palloix, A.-M.S. Palloix, C. Mhiri y M.-A. Grandbastien. 2009. LTR-

- retrotransposons Tnt1 and T135 markers reveal genetic diversity and evolutionary relationships of domesticated peppers. *Theoretical and Applied Genetics* 119: 973-989.
- Thul S.T., M.P. Darokar, A.K. Shasany y S.P. Khanuja. 2012. Molecular profiling for genetic variability in *Capsicum* species based on ISSR and RAPD markers. *Molecular Biotechnology* 51: 137-147.
- Tong N. y P.W. Bosland. 1999. *Capsicum tovarii*, a new member of the *Capsicum baccatum* complex. *Euphytica* 109: 71-77.
- Toquica S.P., F. Rodríguez, E. Martínez, M.C. Duque y J. Tohm. 2003. Molecular characterization by AFLPs of *Capsicum* germplasm from the Amazon Department in Colombia. *Genetic Resources and Crop Evolution* 50: 639-647.
- Vavilov N. 1926. Tzentry proiskhozhdeniya kulturnykh rastenii. (The centers of origin of cultivated plants). *Works of Applied Botany and Plant Breeding* 16: 1-248.
- Walsh B.M. y S.B. Hoot. 2001. Phylogenetic relationships of *Capsicum* (Solanaceae) using DNA sequences from two noncoding regions: the chloroplast *atpB-rbcL* spacer region and nuclear *waxy* introns. *International Journal of Plant Sciences* 162: 1409-1418.
- Yumi Baba V., K. Real Rocha, G.P. Gomes, C. Ruas, P.M. Ruas, R. Rodrigues y L.S. Azeredo Gonçalves. 2016. Genetic diversity of *Capsicum chinense* accessions based on fruit morphological characterization and AFLP markers. *Genetic Resources and Crop Evolution* 63: 1371-1381.

Tabla 1. Esquema provisorio del agrupamiento de especies de *Capsicum* en 11 clados informales (Carrizo García *et al.* 2016).

Clados	Especies		
Andino	<i>C. dimorphum</i>	<i>C. hookerianum</i>	<i>C. lycianthoides</i>
	<i>C. geminifolium</i>	<i>C. lanceolatum</i>	<i>C. rhomboideum</i>
Caatinga	<i>C. caatingae</i>	<i>C. parvifolium</i>	
Boliviano	<i>C. caballeroi</i>	<i>C. coccineum</i>	
	<i>C. ceratocalyx</i>	<i>C. minutiflorum</i>	
Flexuosum	<i>C. flexuosum</i>		
Longidentatum	<i>C. longidentatum</i>		
De la Mata Atlántica	<i>C. campylopodium</i>	<i>C. hunzikerianum</i>	<i>C. recurvatum</i>
	<i>C. cornutum</i>	<i>C. mirabile</i>	<i>C. schottianum</i>
	<i>C. friburgense</i>	<i>C. pereirae</i>	<i>C. villosum</i>
Púrpura	<i>C. cardenasii</i>	<i>C. eshbaughii</i>	<i>C. eximium</i>
Pubescens	<i>C. pubescens</i>		
Tovarii	<i>C. tovarii</i>		
Baccatum	<i>C. baccatum</i>	<i>C. chacoense</i>	<i>C. praetermissum</i>
Annuum	<i>C. annuum</i>	<i>C. frutescens</i>	
	<i>C. chinense</i>	<i>C. galapagoense</i>	

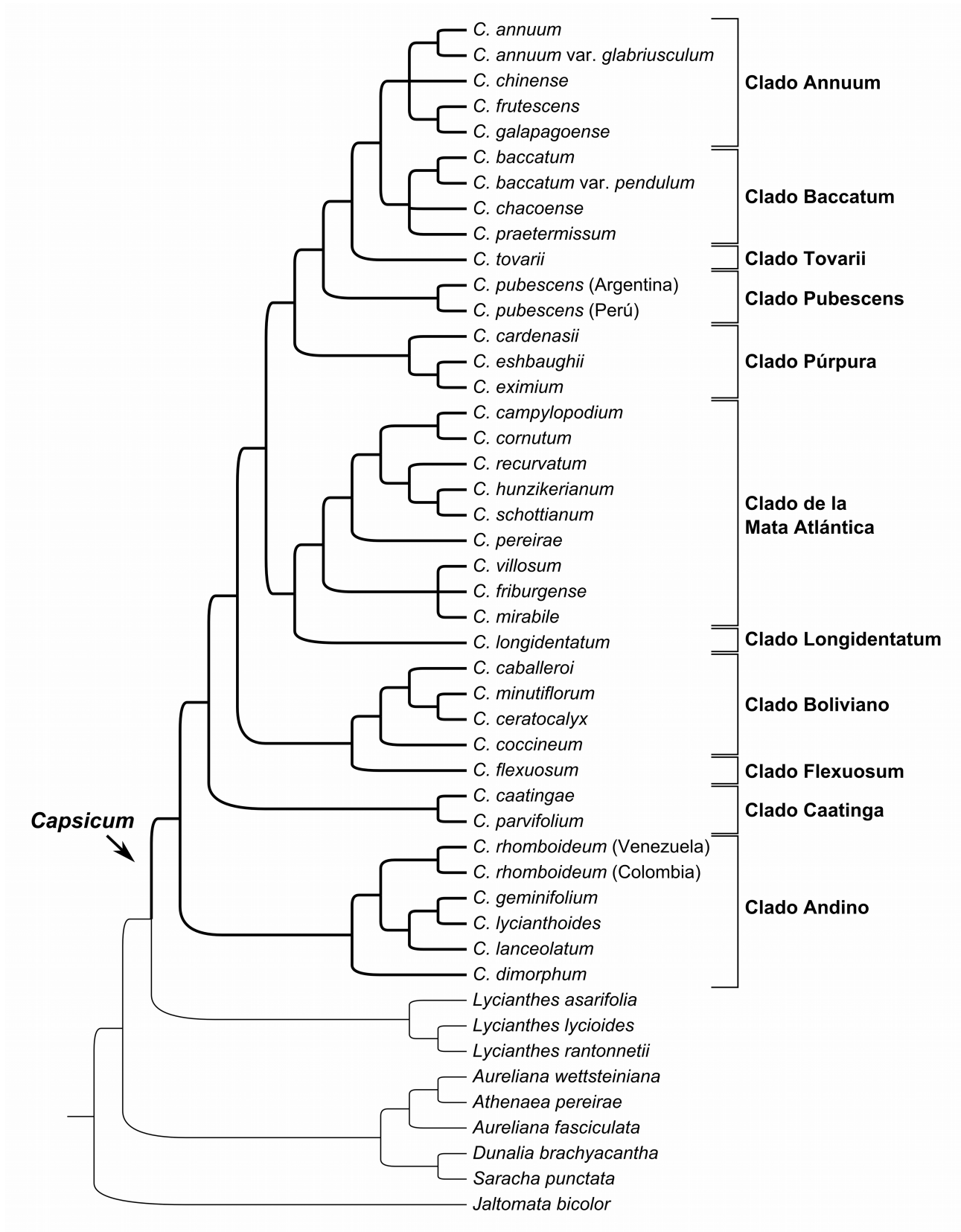


Figura 1. Reconstrucción filogenética (consenso estricto de análisis de parsimonia) de *Capsicum* y agrupamiento propuesto para sus especies, de acuerdo a los grupos monofiléticos identificados.

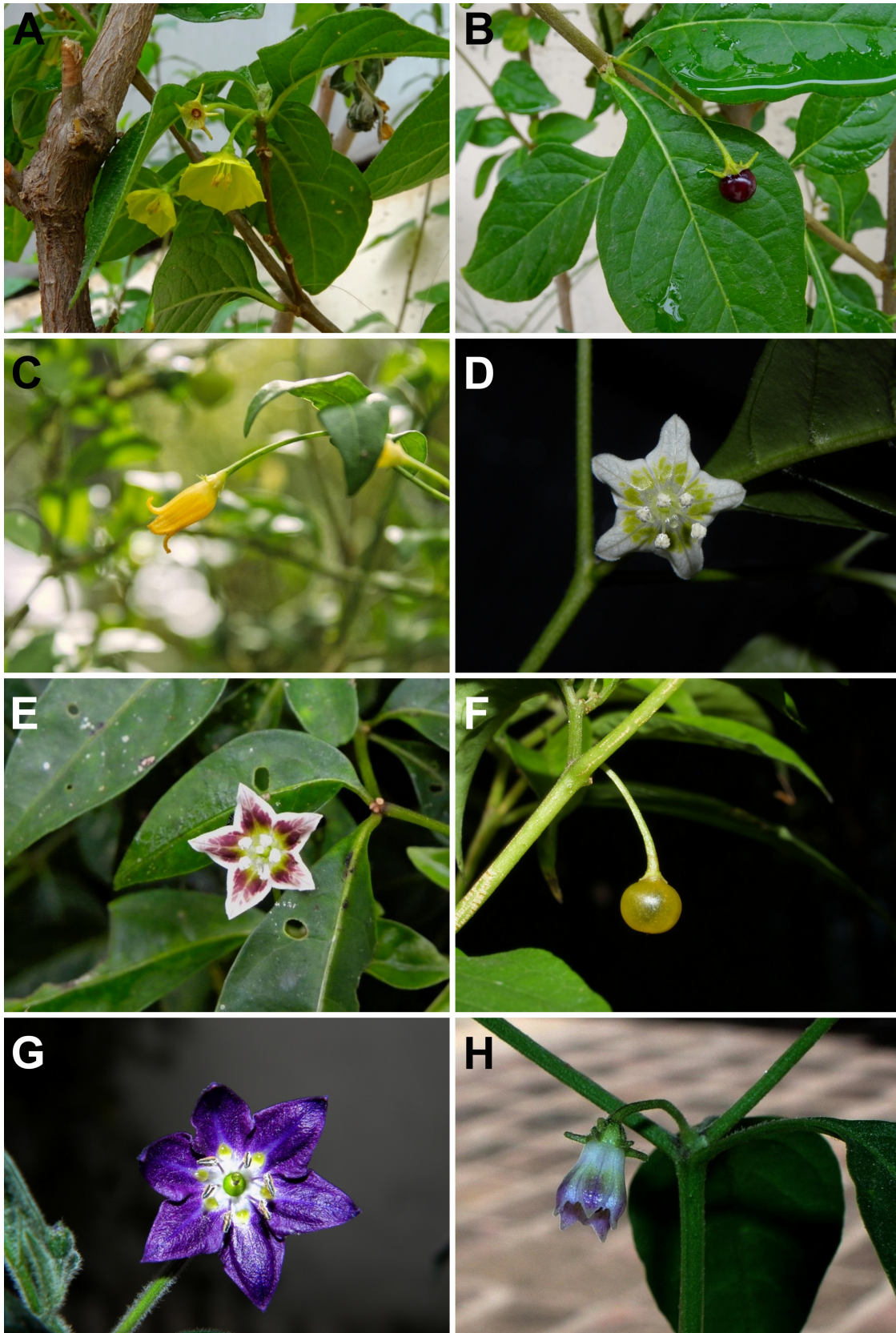


Figura 2. Diversidad de flores y frutos en *Capsicum*. A, C-E, G-I: flores de *C. rhomboideum*, *C. caballeroi*, *C. flexuosum*, *C. mirabile*, *C. annuum*, *C. pubescens* y *C. cardenasii*, respectivamente. B: fruto maduro de *C. rhomboideum*. F: fruto cercano a la madurez de *Capsicum* aff. *recurvatum*.

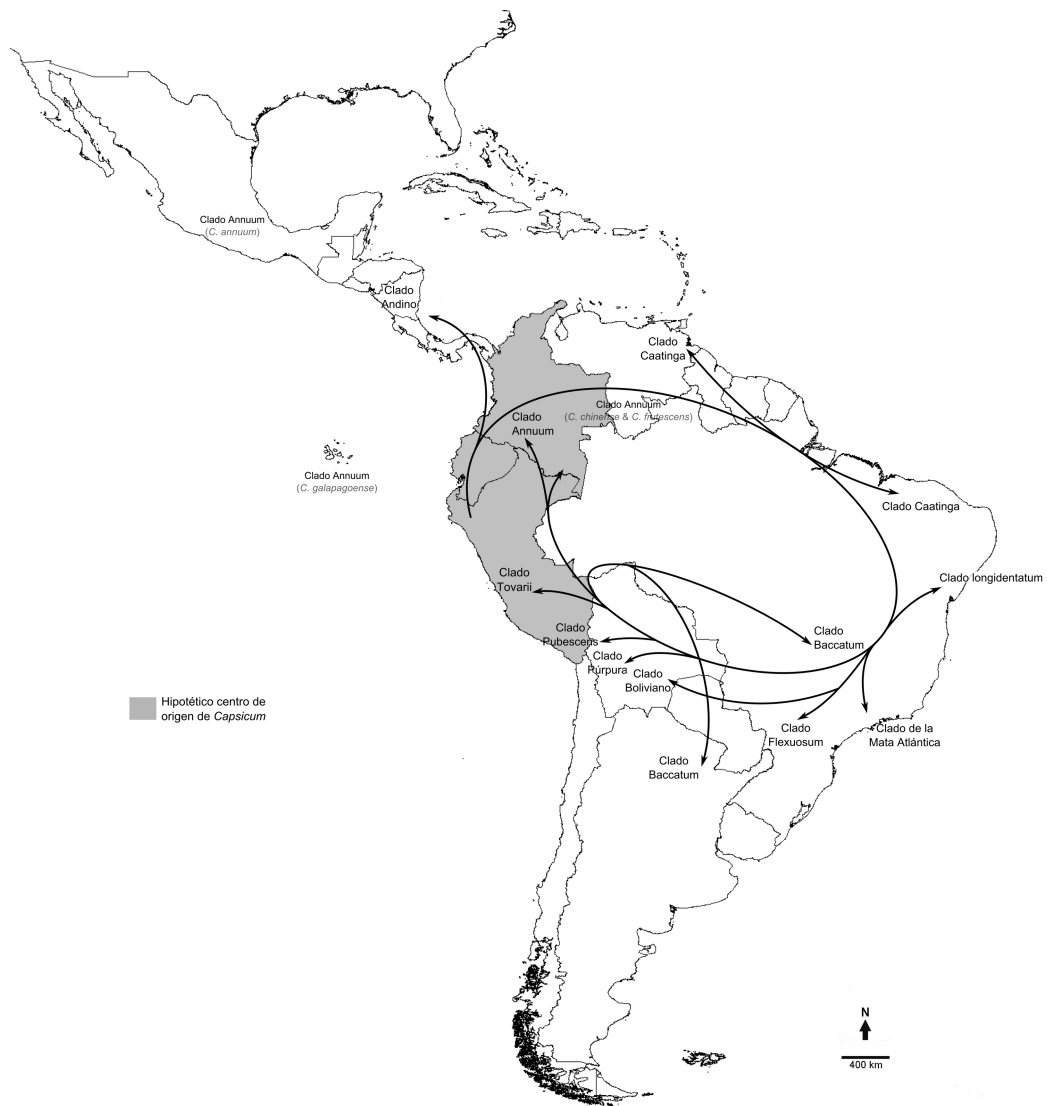


Figura 3. Hipótesis de diversificación y expansión geográfica de las especies de *Capsicum*.